中国花楸属单叶类群叶脉序特征研究

田昌芬[1]，李蒙[1]，黄亚健[2]，周源昊[2]，王贤荣[1*]

（1. 南京林业大学 南方现代林业协同创新中心 生物与环境学院，南京 210037；2. 南京林业大学 林学院，南京 210037）

摘 要：中国花楸属单叶类群（24 种）包含落萼组与冠萼组，亦有学者将其分为两个属（白花楸属和水榆属）或合并成为一个属（白花楸属）。由于其花序和果实的高度相似性，长期以来分类地位具有争议，而叶脉序特征在花楸属单叶类群中的分类作用尚不明确。因此，该研究以国产花楸属落萼组的 13 个物种和冠萼组的 7 个物种作为研究对象，以清净法制作标本对叶脉序特征进行观测研究，辅助部分叶形态特征进行主成分分析及系统聚类分析。结果表明：（1）中国单叶花楸在叶脉构架上存在一些共性：脉型都为羽状脉、网眼发育情况中等、间二级脉频度在每个粗二级脉间区少于一条；（2）不同物种的粗二级脉构架及对数、有无细二级脉、粗二级脉与主脉夹角的大小、二级脉间三级脉结构、盲脉分支情况、锯齿类型、叶片大小等性状存在一定差异；（3）冠萼组和落萼组组间的脉序特征存在较大的相似性，如粗二级脉构架、叶片大小、盲脉分支情况等多个脉序特征组间存在交叉，基于脉序特征的系统聚类结果不支持冠萼组和落萼组的划分。综上结果可知，叶脉序特征虽然无法作为冠萼组和落萼组的分组依据，但可以为部分单叶花楸的分类提供依据。

关键词：苹果亚科，蔷薇科，叶脉序特征，形态分类，聚类分析

中图分类号：Q949　　　　　　**文献标识码：**A

Leaf venation characteristics of simple-leaved taxa of *Sorbus* in China

TIAN Changfen[1], LI Meng[1], HUANG Yajian[2], ZHOU Yuanhao[2], WANG Xianrong[1*]

(1. *Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China*, *College of Biology and the Environment*, *Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China; 2. *College of Forestry*, *Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China)

Abstract: The simple-leaved taxa of *Sorbus* in China (24 species) include *Sorbus* sect. *Aria* and *Sorbus* sect. *Micromeles*. Some taxonomists divided it into two genera (*Aria* and *Micromeles*) or merged into one genus (*Aria*). Because of the high similarity of inflorescence and fruit, the taxonomic status has been controversial. However, the taxonomic value of leaf venation characteristics of simple-leaved taxa of *Sorbus* was still unclear. Therefore, 13 species of sect. *Micromeles* and 7 species of sect. *Aria* in China were investigated in this study. Cleaning specimen preparation was adopted for the leaf venation characteristics were observation. The principal component analysis and cluster analysis were carried out, based on leaf venation characteristics mainly and partial leaf characters. The results were as follows: (1) The simple-leaved taxa of *Sorbus* have identical vein framework, the veins of all samples were pinnate, the present condition of

---

基金项目：国家自然科学基金（32000165）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (32000165)]。

作者简介：田昌芬（1998-），硕士研究生，主要从事植物系统发育及分类研究，(E-mail)2645047920@qq.com。

[*] **通信作者：**王贤荣，教授，博士研究生导师，主要从事树木分类学研究，(E-mail)wangxianrong66@njfu.edu.cn。

areolation was moderate developed, the frequency of intersecondary was less than one per intercostal in all species. (2) There were some differences among different species in major secondary vein framework and numbers, present minor secondary veins or not, major secondary angle to midvein, intercostal tertiary vein fabric, branches of freely ending veinlets, leaf teeth type, laminar size, etc. (3) There were great similarities and multiple venation characteristics crossed between the sect. *Aria* and sect. *Micromeles*. For example, major secondary vein framework, laminar size, branching of freely ending veinlets etc. The result of systematic clustering based on leaf venation characteristics did not support the division of the sect. *Aria* and the sect. *Micromeles*. The results showed that the leaf venation characteristics could not be used as the evidence to divide the sect. *Aria* and the sect. *Micromeles* into two groups. However, the leaf venation characteristics could be used as the evidence for classification of some simple-leaved taxa of *Sorbus*.

Keywords: Maloideae, Rosaceae, leaf venation characteristics, morphology classification, cluster analysis

花楸属（*Sorbus* L.）隶属于苹果亚科（Maloideae），本属约有 258 种（Phipps et al., 1990），中国约 67 种（俞德浚等，1974），该属分布广泛、表型性状变异大，其分类地位一直存在争议。花楸属最早由 Linnaeus 建立，其属下仅包含两个复叶物种（Linnaeus, 1753）；花楸属因小型梨果与梨属果实极为相似曾被 Hooker（1878）以组和亚属的形式归入广义梨属（*Pyrus*）。同时，有很多学者认为 *Sorbus* 只包含复叶类群（Lindley, 1821; de Candolle, 1825; Roemer, 1847; Focke, 1888）。俞德浚等（1974）依据单、复叶和萼片是否宿存将广义花楸属分为复叶组（sect. *Sorbus*）、落萼组（sect. *Micromeles*）和冠萼组（sect. *Aria*）。Gabrielian（1978）以花萼和花色为依据将花楸属单叶类群中的 *Aria* 和 *Micromeles* 分为两个单独的组；亦有学者提出 *Micromeles* 部分物种的花柱和心皮不同于其他单叶花楸，应为一个独立的属（Kovanda & Challice, 1981）。Rehder（1915）曾将 *Aria* 和 *Micromeles* 合并为 *Aria*；Phipps et al.（1990）在整理苹果亚科物种名录时将 *Micromeles* 处理为 *Sorbus* 的一个亚属；之后 Phipps et al.（1994）基于花和果实的高度相似性再次将两者合并为 *Aria*。

苹果亚科分子系统发生关系重建的工作随着分子生物学和 DNA 测序技术的发展逐渐展开，其中首次涉及到 *Micromeles*（当时被归入 *Aria* 的一个种）的是 Campbell et al.（1995）基于 ITS 序列重建蔷薇科分子系统发生关系的研究，结果认为：相比于 *Sorbus*，*Aria*（*Micromeles*）与 *Malus* 和 *Pyrus* 的关系更近。随后陆续有学者对花楸属的分子系统发育关系进行探究，王国勋和张明理（2011）利用 ITS 序列对广义花楸属 34 个种进行了分子系统学研究，结果显示 *Aria*、*Micromeles* 和 *Sorbus* 各自不能形成单系。Li et al.（2012）基于 ITS 片段重建了苹果亚科的分子系统发生关系，结果显示广义花楸属不是单系，可拆分为 *Sorbus*、*Aria*（包含 *Micromeles* 的 4 个物种）、*Chamaemespilus*、*Cormus* 和 *Torminalis* 五个属。此后，有多位学者在研究苹果亚科或蔷薇科的系统发育时也得出了广义花楸属不为单系的结论（Lo & Donoghue, 2012; Shu et al., 2017; Xiang et al., 2017; Sun et al., 2018），且多人已经证明狭义花楸属为单系（郑冬梅和张明理，2007；Li et al., 2017）。

植物叶表型特征在植物的分类中具有重要的参考价值，在以往的研究中，已有学者利用叶表型特征解决了部分有关花楸属的分类问题。郑冬梅和张明理（2017）基于形态性状（包含 16 个叶表型性状）探讨了花楸属及其属下物种的分类关系，结果认为广义花楸属不是单系类群而是多系类群；且其中复叶类群形成了很好的单系，单叶类群则与外类群交叉聚在一起，不能形成单系。熊中人（2019）观测了中国花楸属复叶组植物的叶形态特征和叶脉序特征，发现叶脉序特征和被毛情况等性状具有一定的分类价值。杨容等（2017）研究 8 种沟瓣属（*Glyptopetalum* Thw.）植物的叶脉序特征的分类学意义时提出：脉序特征在解决沟瓣属内不同物种的分类问题上有一定的分类学价值。

综上，由于花楸属存在单叶和复叶两种叶型，果实类型与蔷薇科其他物种存在较大的相似性，属间或种间的花色和果实颜色等多个性状存在交叉现象，长期以来花楸属的分类地位及属内和种间的分类问题存在较大的争议。分子系统学以及形态学证据已经证明广义的花楸属是一个多系类群，且狭义花楸属（复叶组）已经被证明是单系类群（郑冬梅和张明理，2007；Li et al., 2017）。而单叶类群（sect. *Micromeles* and sect. *Aria*）是否为单系及其种间的分类问题依然没有解决。以往的形态学研究多以宏观的形态特征作为分类依据，而基于叶脉序特征对花楸属进行分类的研究不足。为了给中国花楸属单叶类群的分类提供可靠的分类依据，本文采用清净法对 20 个中国花楸属单叶类群的物种的多个叶脉序特征进行观测（中国花楸属单叶类群约 24 种），选取其中贡献率较高的 11 个特征进行系统聚类，分析单叶花楸的种间关系。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料包括花楸属落萼组 13 种植物、冠萼组 7 种植物；实验材料来自野外采集并用硅胶干燥保存的叶片（表 1）。

表 1 供试的花楸属 20 个物种的标本信息

Table 1 Vouchers information of 20 species of *Sorbus* in tested

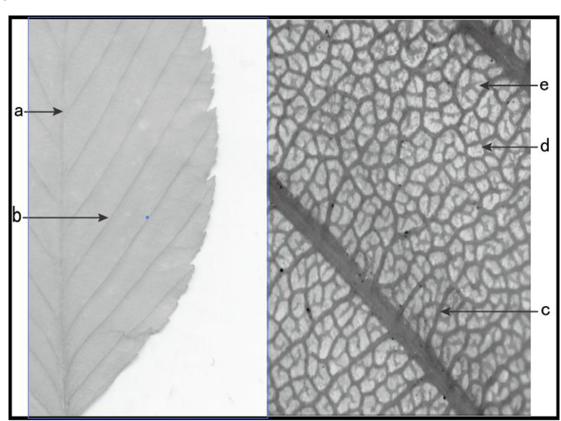
组 Section	种名 Species	采集地 Location	采集人 Collector	标本信息 Vouchers	馆藏信息 Herbarium information
冠萼组 *Aira*	黄脉花楸 *S. xanthoneura*	四川，峨山 Eshan, Sichuan	李蒙 Li Meng	BD037	NF
	大果花楸 *S.megalocarpa*	四川，叙永 Xuyong, Sichuan	鞠文彬 Ju Wenbin	HGX12618	CDBI
	冠萼花楸 *S. coronata*	四川，峨眉山 Emeishan, Sichuan	李蒙 Li Meng	BD063	CDBI
	康藏花楸 *S. thibetica*	云南，丽江 Lijiang, Yunnan	李蒙 Li Meng	SBB1187	CDBI
	锐齿花楸 *S. arguta*	四川，叙永 Xuyong, Sichuan	鞠文彬 Ju Wenbin	HGX14833	CDBI
	灰叶花楸 *S. pallescens*	四川，天全 Tianquan, Sichuan	李蒙 Li Meng	TQ214	CDBI
	白叶花楸 *S. cuspidata*	西藏，洛扎 Loza, Tibet	李蒙 Li Meng	DB657	CDBI
落萼组 *Micromeles*	水榆花楸 *S. alnifolia*	福建，武夷山 Wuyishan, Fujian	李蒙 Li Meng	670	NF
	毛背花楸 *S. aronioides*	四川，峨眉山 Emeishan, Sichuan	李蒙 Li Meng	BD178	CDBI
	美脉花楸 *S. caloneura*	广东，乳源 Ruyuan, Guangdong	李蒙 Li Meng	RY107	NF
	棕脉花楸 *S. dunnii*	福建，武夷山 Wuyishan, Fujian	李蒙 Li Meng	674	NF
	附生花楸 *S. epidendron*	云南，昆明 Kunming, Yunnan	李蒙 Li Meng	B237	CDBI
	锈色花楸 *S. ferruginea*	云南，景东 Jingdong, Yunnan	李蒙 Li Meng	JD042	NF
	石灰花楸 *S. folgneri*	福建，武夷山 Wuyishan, Fujian	李蒙 Li Meng	696	NF
	圆果花楸 *S. globosa*	云南，景东 Jingdong, Yunnan	李蒙 Li Meng	JD078	NF
	毛序花楸 *S. keissleri*	四川，泸定 Luding, Sichuan	李蒙 Li Meng	WH76	NF
	泡吹叶花楸 *S. meliosmifolia*	四川，泸定 Luding, Sichuan	李蒙 Li Meng	WH81	NF
	褐毛花楸 *S. ochracea*	云南，南涧	李蒙	B327	NF

	Nanjian, Yunnan	Li Meng		
疣果花楸 *S. granulosa*	云南，文山 Wenshan, Yunnan	李蒙 Li Meng	B412	NF
江南花楸 *S. hemsleyi*	四川，峨眉山 Emeishan, Sichuan	李蒙 Li Meng	BD042	NF

1.2 方法

本试验根据花楸属植物的特征以及标本情况，采用清净法对标本进行处理：首先将所有的标本作标记，冷水下锅煮沸 15~20 min，然后在 70 ℃恒温水浴加热条件下用 15%的 NaOH 溶液浸泡 20~30 min，待叶片充分解离后，用自来水浸洗叶片除去多余的碱液和色素并用毛笔轻轻除去叶片内残留的叶肉组织，接着用 25%的 NaClO 溶液常温浸泡 6~8 h，漂洗后用 0.1%的藏红酒精溶液染色 30 min，染色完成后用纯水洗去多余的染料，用吸水纸吸干叶片上的水分并在吸水纸上做标记。制作完成的叶脉标本用体视显微镜进行观察并扫描、拍照（杨容等，2017）。

每个物种各选取三片成熟且叶型完整的叶片作为标本，统计粗二级脉对数、粗二级脉构架、被毛情况、锯齿类型等不需要标尺的性状。采用 ImageJ 软件测量各个标本的叶长、叶宽、粗二级脉间距、粗二级脉与主脉夹角的大小等数量性状，取其平均值，并参考了《中国植物志》中的形态描述，以提高数据的准确性。测量数据用 Excel 2016 进行基础处理，对相应的数据作赋值处理，所有叶脉术语（图 1）及赋值方式参考《叶结构手册》：粗二级脉与主脉夹角小于 45 °为窄锐角，赋值为 1；大于 45 °为中锐角，赋值为 2。225≤叶片面积<2 025 mm^2 为小型叶，赋值为 1；2 025≤叶片面积<4 500 mm^2 为偏小型叶，赋值为 2；4 500≤叶片面积 18 225 mm^2 为中型叶，赋值为 3（叶片面积约等于叶长与叶宽乘积的 3/4）。叶脉密度为单位面积内各级叶脉的总长度与面积之比（$mm \cdot mm^{-2}$）。叶片长宽比为平均叶长与平均叶宽的比值（Ellis et al., 2012）。



a. 一级脉（主脉）；**b**. 粗二级脉（侧脉）；**c**. 三级脉；**d**. 网眼；**e**. 盲脉。

a. Primary vein; **b**. Major secondary vein; **c**. Intercostal tertiary vein; **d**. Areolation; **e**. Freely ending veinlets.

图 1 叶脉序术语说明

Fig. 1 Terminology description of leaf venation

赋值完成后，采用 SPSS Statistics 25 对数据作标准化处理后进行主成分分析，前六个主成分的累计贡献率达 83.79%（表 2，表 3），应选取前六个主成分中载荷量较高（绝对值大于 0.6）的 11 个性状进行聚类分析。但从测量数据可以看出：叶长和叶宽的相关性较高，叶片被毛情况因生长时期不同存在较大的差异；粗二级脉对数和锯齿的数据差异比较明显，最终选取 11 个性状作为聚类分析的依据（表 4）。

表 2 主成分分析结果

Table 2 Results of principal components analysis

成分 Component	总计 Total	方差百分比 Percentage of variance（%）	累积 Total（%）

1	4.484	28.027	28.027
2	3.05	19.062	47.089
3	1.896	11.848	58.936
4	1.571	9.819	68.755
5	1.302	8.135	76.89
6	1.104	6.902	83.792

表 3 前 6 个主成分的载荷量表

Table 3 The list of the loadings for the first six principal components

叶脉特征 Leaf venation characteristics	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 3 Principal component 3	主成分 4 Principal component 4	主成分 5 Principal component 5	主成分 6 Principal component 6
粗二级脉对数 Number of major secondary vein	-0.456	0.57	0.582	-0.208	0.085	0.041
夹角分类 Classification of the angle	0.75	-0.214	0.399	0.25	0.201	-0.165
粗二级脉间距 Major secondary spacing	0.789	-0.151	-0.458	0.099	0.074	-0.064
粗二级脉构架 Major secondary framework	0.444	-0.395	0.271	0.299	-0.544	-0.026
粗二级脉与主脉夹角 Major secondary angle to midvein	0.767	-0.068	0.405	0.203	0.345	0.102
三级脉 Intercostal tertiary vein	-0.584	-0.129	-0.398	0.526	0.223	0.078
盲脉分支情况 Branches of freely ending veinlets	-0.037	0.717	0.143	0.198	-0.115	-0.448
叶长 Length of leaf	0.72	0.528	-0.183	-0.189	0.191	0.017
叶宽 Wide of leaf	0.444	0.754	-0.196	0.303	-0.142	0.139
叶片长宽比 L：W	0.249	-0.384	-0.02	-0.707	0.474	-0.141
锯齿 Serrate	-0.532	0.466	-0.172	-0.055	0.153	0.534
叶脉密度 Vein density	-0.15	-0.649	-0.044	0.309	0.077	0.121
叶片被毛情况 Hair case of the leaf	-0.026	-0.101	0.673	-0.191	-0.315	0.319
叶片大小 Laminar size	0.732	0.518	-0.049	0.011	0.009	0.16
细二级脉 Minor secondary	0.293	-0.089	-0.459	-0.496	-0.6	-0.024

4 中国花楸属单叶类群叶脉序特征差异

Table 4 Differences in leaf venation characteristics of simple-leaved taxa of *Sorbus* in China

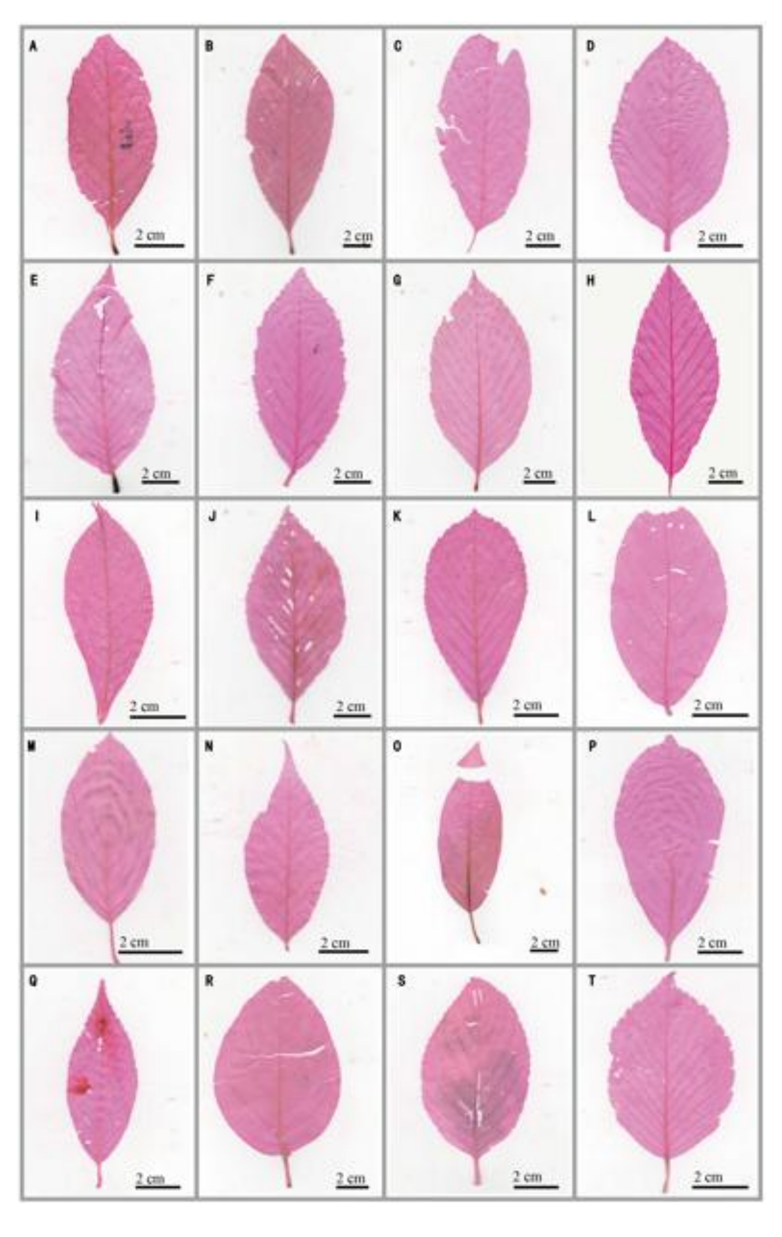
组 Section	种名 Species	侧脉对数 Number of major secondary vein	夹角分类 The angle of classification	侧脉间距 Major secondary spacing (cm)	侧脉与主脉夹角 Major secondary angle to midvein (°)	盲脉分枝情况 Branches of freely ending veinlets	叶长 Length of leaf (cm)	叶长宽比 Laminar L：W	锯齿 Serrate	叶脉密度 Vein density (mm mm^{-2})	叶片大小 Laminar size	细二级脉 Minor secondary
落萼组 *Micromeles*	圆果花楸 *S. globosa*	11	中锐角 Medium acute	0.955	47	不分枝 Unbranched	10.509	1.889	单锯齿 Serrate	7.16	偏小型叶 Notophyll	无 Absent
落萼组 *Micromeles*	疣果花楸 *S. granulosa*	10	中锐角 Medium acute	1.056	50	不分枝 Unbranched	10.561	2.169	单锯齿 Serrate	8.36	偏小型叶 Notophyll	无 Absent
落萼组 *Micromeles*	毛背花楸 *S. aronioides*	10	中锐角 Medium acute	0.786	55	不分枝 Unbranched	7.856	2.032	单锯齿 Serrate	6.55	偏小型叶 Notophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	附生花楸 *S. epidendron*	10	中锐角 Medium acute	1.402	52	一次分枝 One branch	14.022	2.745	单锯齿 Serrate	4.94	中型叶 Mesophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	褐毛花楸 *S. ochracea*	8	中锐角 Medium acute	1.504	47	一次分枝 One branch	12.033	2.016	单锯齿 Serrate	3.96	中型叶 Mesophyll	有 Present
冠萼组 *Aria*	大果花楸 *S. megalocarpa*	21	中锐角 Medium acute	0.626	52	两次或两次以上 Two or more branch	13.156	2.053	单锯齿 Serrate	2.62	中型叶 Mesophyll	无 Absent
冠萼组 *Aria*	白叶花楸 *S. cuspidata*	15	中锐角 Medium acute	1.079	45	两次或两次以上 Two or more branch	16.185	1.637	重锯齿 Double serrate	3.39	中型叶 Mesophyll	有 Present
冠萼组 *Aria*	冠萼花楸 *S. coronata*	13	窄锐角 Narrow acute	0.698	43	两次或两次以上 Two or more branch	9.073	1.416	重锯齿 Double serrate	6.60	偏小型叶 Notophyll	无 Absent
落萼组 *Micromeles*	水榆花楸 *S. alnifolia*	15	窄锐角 Narrow acute	0.493	35	一次分枝 One branch	7.395	1.508	重锯齿 Double serrate	5.83	偏小型叶 Notophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	泡吹叶花楸 *S. meliosmifolia*	23	窄锐角 Narrow acute	0.362	41	一次分枝 One branch	8.337	1.847	重锯齿 Double serrate	5.98	偏小型叶 Notophyll	无 Absent
落萼组 *Micromeles*	石灰花楸 *S. folgneri*	12	窄锐角 Narrow acute	0.685	37	一次分枝 One branch	8.222	2.316	重锯齿 Double serrate	6.44	小型叶 Microphyll	无 Absent
冠萼组 *Aria*	黄脉花楸 *S. xanthoneura*	11	窄锐角 Narrow acute	0.819	43	不分枝 Unbranched	9.011	2.321	重锯齿 Double serrate	4.06	偏小型叶 Notophyll	有 Present
冠萼组 *Aria*	灰叶花楸 *S. pallescens*	13	窄锐角 Narrow acute	0.739	38	不分枝 Unbranched	9.611	2.126	重锯齿 Double serrate	3.15	偏小型叶 Notophyll	有 Present
冠萼组 *Aria*	锐齿花楸 *S. arguta*	17	窄锐角 Narrow acute	0.743	39	不分枝 Unbranched	12.625	2.837	重锯齿 Double serrate	4.86	偏小型叶 Notophyll	有 Present
冠萼组 *Aria*	康藏花楸 *S. thibetica*	11	窄锐角 Narrow acute	1.067	38	不分枝 Unbranched	11.734	1.801	重锯齿 Double serrate	5.94	中型叶 Mesophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	美脉花楸 *S. caloneura*	15	窄锐角 Narrow acute	0.662	36	一次分枝 One branch	9.935	1.945	单锯齿 Serrate	4.52	偏小型叶 Notophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	毛序花楸 *S. keissleri*	11	窄锐角 Narrow acute	0.828	36	一次分枝 One branch	9.108	1.838	单锯齿 Serrate	6.58	偏小型叶 Notophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	棕脉花楸 *S. dunnii*	13	窄锐角 Narrow acute	0.550	34	一次分枝 One branch	7.153	1.972	单锯齿 Serrate	5.05	小型叶 Microphyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	锈色花楸 *S. ferruginea*	8	窄锐角 Narrow acute	1.278	44	不分枝 Unbranched	10.223	2.235	单锯齿 Serrate	8.53	偏小型叶 Notophyll	有 Present
落萼组 *Micromeles*	江南花楸 *S. hemsleyi*	14	窄锐角 Narrow acute	0.695	41	一次分枝 One branch	9.727	2.554	单锯齿 Serrate	8.54	偏小型叶 Notophyll	有 Present

2 结果与分析

2.1 单叶花楸的叶脉序特征

单叶花楸的叶脉序特征存在一些共性（表 4）：一级脉为羽状脉，粗细程度中等或粗；粗二级脉与主脉的夹角都呈现“窄锐角”或“中锐角”；间二级脉频度在每个粗二级脉间区少于一条；三级脉贯穿方式为“对生贯穿型”或“混合贯穿型”；叶缘都有锯齿；网眼的发育情况均为中等；叶片均存在一定被毛情况。

不同种类的叶结构特征也存在较大的差异：（1）圆果花楸、疣果花楸、毛背花楸、附生花楸、褐毛花楸、大果花楸、白叶花楸的粗二级脉与主脉的夹角大于 45°，属于中锐角，而其余种的夹角小于 45°，属于窄锐角；（2）圆果花楸、疣果花楸、毛背花楸、附生花楸、褐毛花楸、大果花楸均为单锯齿，其他物种为重锯齿；（3）圆果花楸、疣果花楸、大果花楸、冠萼花楸、泡吹叶花楸、石灰花楸均不存在细二级脉，其他物种均存在细二级脉；（4）疣果花楸、毛背花楸、附生花楸、褐毛花楸、锈色花楸的粗二级脉对数均少于 10 对，其他种类粗二级脉对数均多于 10 对。除此之外，不同种在一级脉粗细程度、粗二级脉间距、叶片大小及长宽比、盲脉分枝情况等性状上也存在一定的差异，可以作为辅助单叶花楸分类的证据（图版I、图版II）。

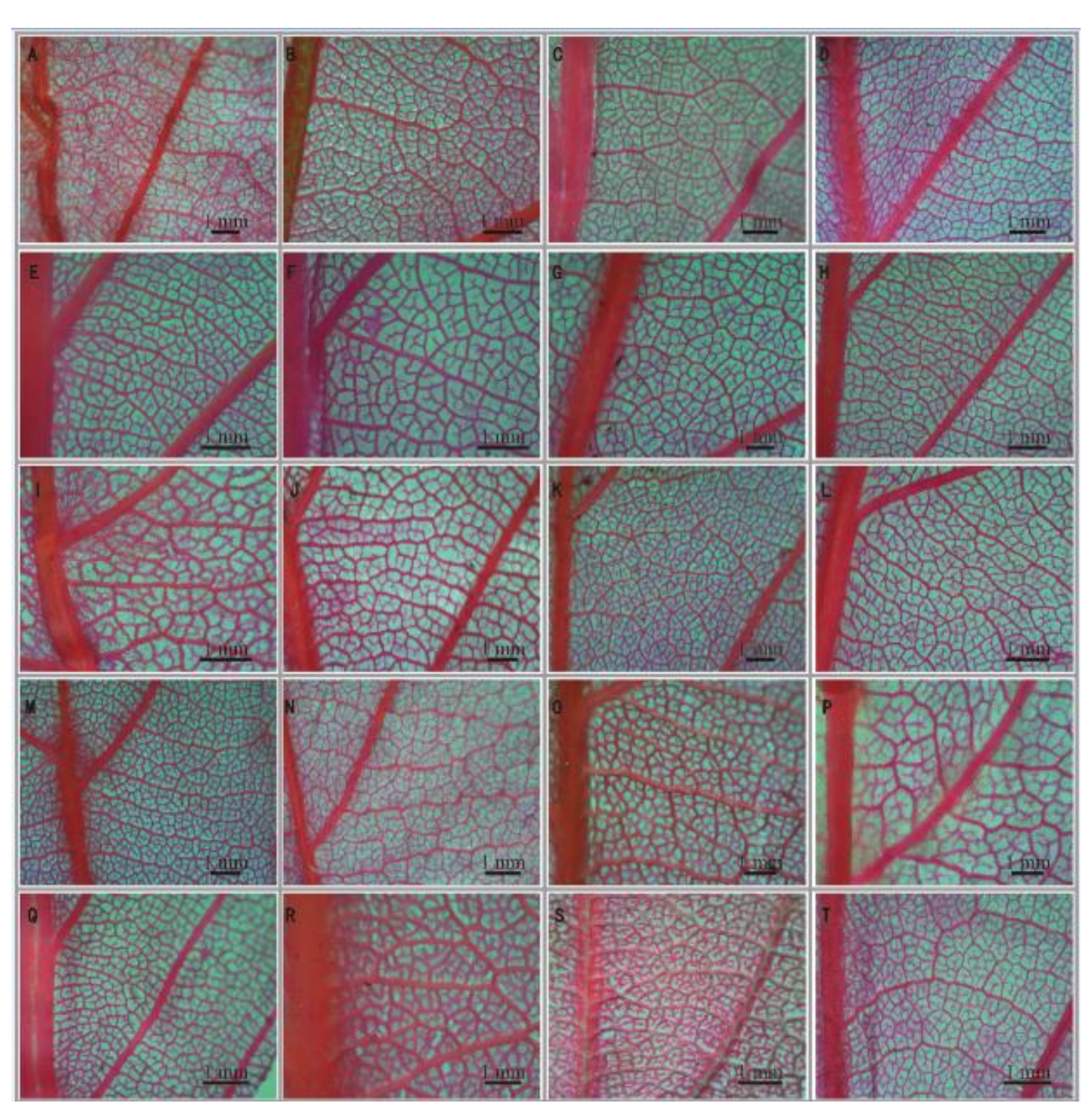


A. 黄脉花楸；**B**. 大果花楸；**C**. 冠萼花楸；**D**. 康藏花楸；**E**. 锐齿花楸；**F**. 灰叶花楸；**G**. 白叶花楸；**H**. 水榆花楸；**I**. 毛背花楸；**J**. 美脉花楸；**K**. 棕脉花楸；**L**. 附生花楸；**M**. 锈色花楸；**N**. 石灰花楸；**O**. 圆果花楸；**P**. 毛序花楸；**Q**. 泡吹叶花楸；**R**. 褐毛花楸；**S**. 疣果花楸；**T**. 江南花楸。

A. *S. xanthoneura*; **B**. *S. megalocarpa*; **C**. *S. coronata*; **D**. *S. thibetica*; **E**. *S. arguta*; **F**. *S. pallescens*; **G**. *S. cuspidata*; **H**. *S. alnifolia*; **I**. *S. aronioides*; **J**. *S. caloneura*; **K**. *S. dunnii*; **L**. *S. epidendron*; **M**. *S. ferruginea*; **N**. *S. folgneri*; **O**. *S. globosa*; **P**. *S. keissleri*; **Q**. *S. meliosmifolia*; **R**. *S. ochracea*; **S**. *S. granulosa*; **T**. *S. hemsleyi*.

图版 I 花楸属单叶类群一级脉和粗二级脉构架

Plate I Framework of primary vein and major secondary of simple-leaved taxa of *Sorbus*



图版 II 花楸属单叶类群三级脉、脉间区及盲脉特征

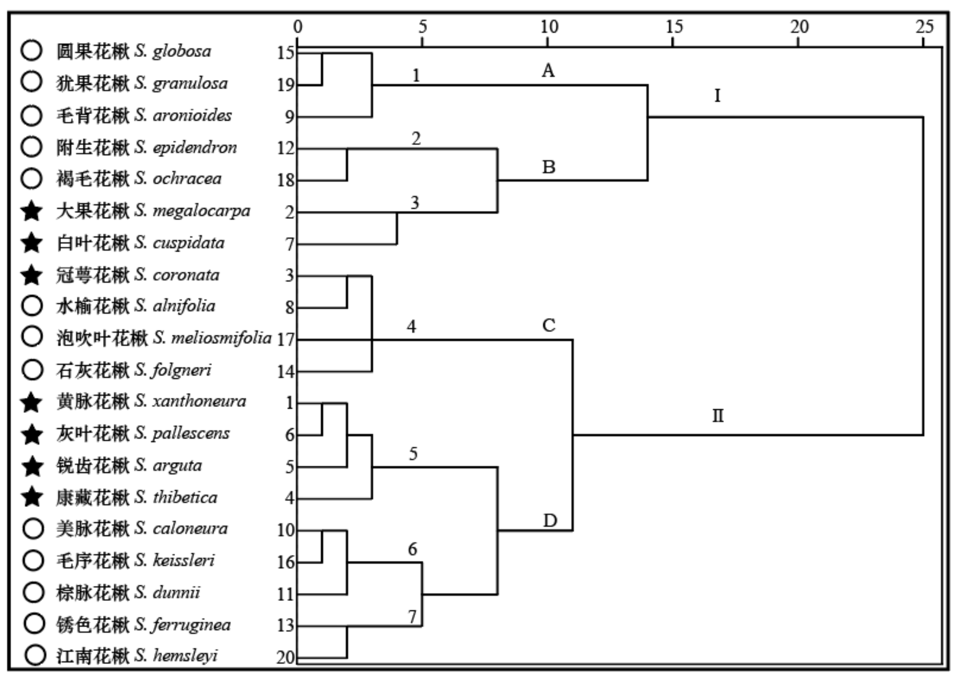
Plate II Characteristics of tertiaries, areolation and veinlets of simple-leaved taxa of *Sorbus*

2.2 单叶花楸系统聚类结果

系统聚类图中（图 2），组间距离为 25、20、15 时供试的 20 个花楸聚成两大类（I、II），结合叶脉数据得出：类别I夹角大于 45°，为中锐角；类别II夹角小于 45°，为窄锐角。

组间距离为 10 时，聚成 4 个小类（A、B、C、D），结合叶脉数据得出四个小类的主要特点。类别I中：A 类的盲脉大多不分枝，叶片大小为偏小型叶；B 类的盲脉大多为两次或两次以上分枝，叶片大小都为中型叶。类别II中：C 类的粗二级脉间距和叶长整体小于 D 类中的类别 5，且 C 类的叶脉密度整体大于类别 5；C 类物种都为重锯齿，细二级脉有或无，而类别 5 为重锯齿，类别 6、7 为单锯齿，均有细二级脉。

组间距离为 5 时，聚成 7 个小类（1、2、3、4、5、6、7），结合叶脉数据得出：类别 1 盲脉大多不分枝，叶片大小为偏小型叶；类别 2 和类别 3 的盲脉都为两次或两次以上分枝，叶片大小都为中型叶。B 类物种聚成了 2、3 两个小类：类别 2 的粗二级脉对数小于或等于 10 对，盲脉大多分枝一次；类别 3 的粗二级脉大于 10 对，盲脉大多分枝两次或两次以上。类别 4 的粗二级脉间距和叶长整体小于类别 5，且类别 4 的叶脉密度整体大于类别 5；类别 4 都为重锯齿，细二级脉有或者无，而类别 5 为重锯齿，类别 6、7 为单锯齿，均有细二级脉。D 类物种聚成了 5、6、7 三类：首先类别 5 为重锯齿，盲脉不分枝，类别 6、7 为单锯齿，盲脉为一次分枝或不分枝；其次类别 6 的叶片长宽比和叶脉密度都小于类别 7，类别 6 有小型叶和偏小型叶两种，而类别 7 都为偏小型叶。



星号标注为冠萼组物种，圆圈标注为落萼组物种。

The star was indicated as the species of the sect. *Aria*, and the circular as the species of the sect. *Micromeles*.

图 2 基于叶脉序特征的谱系图

Fig. 2 Pedigree chart based on leaf venation characteristics

2.3 基于叶脉序特征的单叶花楸分种检索表

本文基于所观测的 20 个中国花楸属单叶类群的叶脉序特征数据，编制了如下的分种检索表：

1.侧脉与主脉的夹角大于或等于 45°，为中锐角。

2.侧脉大于或等于 15 对，盲脉分枝两次或两次以上。

3.叶缘具重锯齿，有细二级脉 ···白叶花楸 *S. cuspidata*

3.叶缘具单锯齿，无细二级脉……………………………………………大果花楸 *S. megalocarpa*
2.侧脉小于 15 对，盲脉不分枝或仅分枝一次。
4.盲脉不分枝，叶片大小为偏小型叶。
5.平均叶长小于 10 cm，有细二级脉……………………………………毛背花楸 *S. aronioides*
5.平均叶长大于 10 cm，无细二级脉。
6.侧脉达缘，叶片长宽比大于或等于 2 ………………………………圆果花楸 *S. globosa*
6.侧脉半达缘，叶片长宽比小于 2 ……………………………………疣果花楸 *S. granulosa*
4.盲脉分枝一次，叶片大小为中型叶。
7.侧脉达缘，叶脉密度大于或等于 4 ………………………………附生花楸 *S. epidendron*
7.侧脉半达缘，叶脉密度小于 4 ………………………………………褐毛花楸 *S. ochracea*
1.侧脉与主脉的夹角小于 45°，为窄锐角。
8.侧脉间距大于或等于 1 cm。
9.叶片长宽比大于或等于 2，单锯齿，偏小型叶 ……………………锈色花楸 *S. ferruginea*
9.叶片长宽比小于 2，重锯齿，中型叶 ………………………………康藏花楸 *S. thibetica*
8.侧脉间距小于 1 cm。
10.盲脉分枝两次或两次以上 …………………………………………冠萼花楸 *S. coronata*
10.盲脉不分枝或分枝一次。
11.叶片大小为小型叶。
12.单锯齿，有细二级脉 ……………………………………………棕脉花楸 *S. dunnii*
12.重锯齿，无细二级脉 ……………………………………………石灰花楸 *S. folgneri*
11.叶片大小为偏小型叶。
13.盲脉不分枝。
14.侧脉对数大于或等于 15 对，叶长大于或等于 10 cm …………锐齿花楸 *S. arguta*
14.侧脉对数小于 15 对，叶长小于 10 cm。
15.叶背中脉和侧脉有黄棕色柔毛 ………………………黄脉花楸 *S. xanthoneura*
15.叶背中脉和侧脉不被毛 ………………………………灰叶花楸 *S. pallescens*
13.盲脉分枝一次。
16.叶片长宽比大于或等于 2，叶脉密度大于或等于 8 …………江南花楸 *S. hemsleyi*
16.叶片长宽比小于 2，叶脉密度小于 8。
17.锯齿为单锯齿。
18.侧脉对数大于或等于 15 对 ……………………………美脉花楸 *S. caloneura*
18.侧脉对数小于 15 对 ……………………………………毛序花楸 *S. keissleri*
17.锯齿为重锯齿。
19.有细二级脉 ……………………………………………水榆花楸 *S. alnifolia*
19.无细二级脉 …………………………………………泡吹叶花楸 *S. meliosmifolia*

3 讨论与结论

Phipps et al.（1994）针对苹果亚科花和果实的形态特征对苹果亚科的系统关系进行研究，并提出 *Aria* 和 *Micromeles* 的花、果实形态特征没有明显的区别，因此将 *Micromeles* 合并到了 *Aria* 中。本文参考《中国植物志》，将花楸属单叶类群分为 *Aria* 和 *Micromeles* 两个组，从观测结果分析：*Aria* 的粗二级脉为达缘脉，*Micromeles* 的粗二级脉构架有“达缘”和“半达缘”两种情况；*Aira* 的粗二级脉对数均大于 10 对，*Micromeles* 的粗二级脉对数 8～23 对；*Aria* 粗二级脉与主脉夹角变化趋势为递增，*Micromeles* 的夹角变化情况有“平稳”、“递增”、“递减”三种情况。除此之外，单叶花楸的脉序特征存在一定共性：*Aria* 和

Micromeles 的一级脉粗细程度、粗二级脉间距、间二级脉频度、网眼发育情况等特征表现完全一致；两个类群的粗二级脉与主脉夹角皆为“窄锐角”和“中锐角”两种；三级脉贯穿方式均存在“对生贯穿型”、“互生贯穿型”、“混合贯穿型”三种；盲脉分枝情况都存在“不分枝”、“一次分枝”、“两次或两次以上分枝”三种类型。尽管叶脉特征存在一定的区别，但不能作为区分 *Aria* 和 *Micromeles* 的依据。因此，从脉序特征上支持 Phipps 等人将 *Micromeles* 并入 *Aria* 的做法。

脉序特征在 *Aria* 和 *Micromeles* 组间存在交叉，而部分物种之间的叶脉特征差异明显。疣果花楸、毛背花楸、附生花楸、褐毛花楸、锈色花楸的二级脉对数都小于 10 对；大果花楸、白叶花楸、泡吹叶花楸、水榆花楸、锐齿花楸、美脉花楸的二级脉对数都大于 15 对，其中，泡吹叶花楸和大果花楸的粗二级脉对数大于 20 对。石灰花楸和棕脉花楸为小型叶（225≤叶片面积＜2 025 mm^2），叶片面积小于其他 18 种花楸。疣果花楸、毛背花楸、附生花楸、大果花楸的粗二级脉与主脉的夹角大于 50°，相比其他 16 种花楸有较大的差别。因此，叶脉特征在这些物种的分类问题上有一定参考价值。

《中国植物志》第三十六卷，将花楸属分为 sect. *Sorbus*、sect. *Aria*、sect. *Micromeles* 三个组（俞德浚等，1974）；王国勋和张明理（2011）基于 ITS 序列对花楸属植物进行分类研究的结果显示，*Aria* 和 *Micromeles* 虽不能各自形成单系，但两个亚属在系统发育树上并没有交叉，其结果与《中国植物志》的分类较为接近。

本文的研究结果表明：叶脉序特征不能将 sect. *Micromeles* 与 sect. *Aria* 区分为两个单独的类群；而是与郑冬梅、张明理（2007）在基于表征形态探讨广义花楸属属下分类关系的研究中得到的结果更为接近。同时，*Flora of China* 中将黄脉花楸（*S. xanthoneura*）处理为江南花楸（*S. hemsleyi*）的异名（Lu & Stephen , 2003）。王轩（2020）对单叶花楸进行的研究中，结合了标本观测和野外考察发现：黄脉花楸的萼片是脱落的，而江南花楸的萼片是宿存的，并在考证了两种花楸的模式标本后，提出应当将黄脉花楸从江南花楸中分离出来，恢复黄脉花楸种的地位。本研究的结果中，江南花楸为重锯齿，黄脉花楸为单锯齿，黄脉花楸的锯齿相比江南花楸更为细密，但两者的脉序在宏观上没有明显的差异；并且笔者通过再次考证两者的模式标本发现：黄脉花楸的果实存在明显的宿存萼片。因此，本研究不支持王轩提出的恢复黄脉花楸种的地位的建议，而认同 *Flora of China* 将 *S. xanthoneura* 处理为 *S. hemsleyid* 的异名。

综上所述，所观测的花楸属单叶类群均为羽状脉，一级主脉直行，网眼发育情况中等且间二级脉频度在每个粗二级脉间区少于一条，存在较高的相似性；而不同物种的粗二级脉构架、粗二级脉间距大小、粗二级脉与主脉夹角的大小及夹角大小从叶尖到叶基的变化趋势、三级脉的贯穿方式、叶片大小等特征存在一定程度的差别。虽然叶脉序特征聚类结果不支持冠萼组和落萼组各自为独立类群的结论，但其结构特征具有较大的差异，在单叶花楸的分类问题上具有一定价值，在物种鉴定的过程中若缺乏特征性强的鉴别依据，可以辅以叶脉序特征结合前文的分种检索表进行鉴别。

参考文献：

CAMPBELL SC, DONOGHUE JM, BALDWIN GB, et al., 1995. Phylogenetic relationships in Maloideae (Rosaceae): Evidence from sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA and its congruence with morphology[J]. Amer J Bot, 82(7): 903–918.

CANDOLLE APD, 1825. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis[M]. Paris: Treuttel & Würtz: 525–639.

ELLIS B, DALY DC, HICKEY LJ, et al., 2012. Manual of leaf architecture[M]. XIE F, WANG YF, WANG Q, et al. Beijing: Peking University Press: 7–123. [贝斯 爱丽丝，道格拉斯 戴斯，列奥 希基，等，2012. 叶结构手册[M]. 谢滏，王宇飞，王青，等译. 北京：北京大学出版社：7–123.]

FOCKE WO, 1888. Rosaceae[M]//ENGLER HGA, PRANTL KE. Die natürlichen pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelman, 3: 1–61.

GABRIELIAN, 1978. The genus *Sorbus* in western Asia and the Himalayas[M]. Erevan: Izdatel'stvo AN ArmSSR: 329.

HOOKER JD, 1878. Flora of British India[M]. London: L. Reevel, 2: 307–388.

KOVANDA M, CHALLICE J, 1981. The genus *Micromeles* revisited[J]. Folia Geobot Phytotaxon, 16: 181–193.

LI QY, GUO W, LIAO WB, et al., 2012. Generic limits of Pyrinae: Insights from nuclear ribosomal DNA sequences[J]. Bot Stud, 53: 151–164.

LI M, TETSUO OT, GAO YD et al., 2017. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Sorbus sensu stricto* (Rosaceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 111: 76–86.

LINDLEY J, 1821. XI Observations on the natural group of plants called Pomaceæ[J]. Trans Linn Soc London, 13: 88–106.

LINNAEUS C, 1753. Species plantarum[M]. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1: 1–560.

LO EYY, DONOGHUE MJ, 2012. Expanded phylogenetic and dating analyses of the apples and their relatives (Pyreae, Rosaceae) [J]. Mol Phylogenet Evol, 63: 230–243.

LU LT, STEPHEN AS, 2003. Flora of China[M]. Beijing & Saint Louis: Science Press & Missouri Botanical Garden Press: 1442–170.

POTTER D, ERIKSSON T, EVANS RC, et al., 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae[J]. Plant Syst Evol, 266: 5–43.

REHDER A, 1915. Rosaceae[M]//SARGENT CS. Plantae Wilsonianae: an enumeration of the woody plants collected in western China for the Arnold arboretum of Harvard university during the years 1907, 1908, and 1910 by E. H. Wilson. Cambridge: The University Press, 2: 263–345.

ROEMER MJ, 1847. Familiarum naturalium regni vegetabilis synopses monographicae[M]. Weimar: Landes-Industrie-Comptoir, 3: 1–249.

ROHRER JR, ROBERTSON KR, PHIPPS JB, et al., 1990. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae) [J]. Can J Bot, 68(10): 2209–2269.

ROHRER JR, ROBERTSON KR, PHIPPS JB, et al., 1994. Floral morphology of Maloideae (Rosaceae) and its systematic relevance[J]. Amer J Bot, 81(5): 574–581.

SUN JH, SHI S, LI JL, et al., 2018. Phylogeny of maleae (Rosaceae) based on multiple chloroplast regions: Implications to genera circumscription[J]. Biomed Res Int, 2018: 1–10.

WANG GX, ZHANG ML, 2011. A molecular phylogeny of *Sorbus* (Rosaceae) based on ITS sequence[J]. Acta Hortic Sin, 38(12): 2387–2394. [王国勋，张明理，2011. 应用核DNA ITS序列探讨广义花楸属（*Sorbus* L.）属下系统关系[J]. 园艺学报，38(12)：2387–2394.]

WANG X, 2020. Taxonomical research on the simple-leaf taxa of *Sorbus* based on the statistical method and morphological characters[D]. Liaocheng: Liaocheng University: 1–80. [王轩，2020. 基于形态性状数量统计分析对花楸属单叶类群的分类研究[D]. 聊城：聊城大学：1–80.]

XIANG Y, HUANG CH, HU Y, et al., 2017, Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication[J]. Mol Biol Evol, 34(2): 262–281.

XIONG ZR, 2019. Leaf characters of *Sorbus* section *Sorbus* from China and their taxonomic significance[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University: 1–60. [熊中人，2019. 中国花楸属复叶组植物叶特征及其分类学意义[D]. 南京：南京林业大学：1–60.]

YANG R, LIU QR, HE Y, et al., 1974. On leaf venation of genus *Glyptopetalum* in China[J] J B Nor Univ (Nat Sci Ed), 2017, 53(6): 663–667. [杨容，刘全儒，何毅，等，2017. 中国沟瓣属植物叶脉序特征观测研究[J]. 北京师范大学学报（自然科学版），53(6)：663–667.]

YU DJ, LU LT, GU CZ, et al., 1974. Rosaceae[M]//Editorial Committee of Flora of China. Chinese Academy of Sciences. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press, 36: 1–404. [俞德浚，陆玲娣，谷粹芝，等，1974. 蔷薇科[M]//中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京：科学出版社，36：1–404.]

ZHANG SD, JIAN JJ, CHEN SY, et al., 2017. Diversification of Rosaceae since the late cretaceous based on plastid phylogenomics[J]. New Phytol, 214: 1355–1367.

ZHENG DM, ZHANG ML, 2007. A cladistic and phenetic analysis of the infrageneric relationships of *Sorbus s. l.* (Maloideae, Rosaceae) based on the morphological characters[J]. Acta Hortic Sin, 34(3): 723–728. [郑冬梅，张明理，2007. 运用形态特征和分支、表征方法探讨广义花楸属（*Sorbus* L.）属下分类关系[J]. 园艺学报，34(3)：723–728.]